Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., 16, 1994 (1995)
section A, n° 2-4 : 437-452.

La biométrie des caractères discontinus d'après le revêtement appendiculaire des Collemboles Symphypléones II. Recherche de quelques variables chétotaxiques caractéristiques du quatrième segment antennaire

par Pierre NAYROLLES

Résumé. — Dans mon précédent travail (NAYROLLES, 1993), qui était une introduction à l'analyse numérique de la chétotaxie appendiculaire des Collemboles Symphypléones, nous avions vu que les soies constituent des objets d'étude pour le taxonomiste. Un ensemble de soies peut être divisé jusqu'à des éléments qui ne sont plus décomposables : les entités chétotaxiques. Dans la plupart des cas, chaque soie constitue une entité chétotaxique correspondant à une variable binaire (présence/absence). Néanmoins, sur le quatrième article antennaire des Symphypléones, les soies montrent des « comportements » collectifs. Il est inutile de vouloir les considérer une à une. En outre, prendre en compte les phanères de façon isolée noierait complètement l'information existant sur cet article, ce que nous entendons par information étant les caractéristiques du revêtement qui rapprochent les individus au sein des espèces et différencient ces dernières entre elles. Le but de ce travail est de trouver des variables chétotaxiques répondant à de tels critères. D'après des observations menées sur des espèces de Bourletiellidae et de Sminthuridae, nous montrons que trois variables présentent un sensible intérêt. Il s'agit : a) de la moitié du nombre de soies de Heae et de Hppe présentes sur les tronçons M et B, divisée par le nombre de verticilles de M augmenté d'une unité ; b) de quatre fois le nombre total de soies sur Heae et Hppe divisé par le nombre total de soies G ; c) du nombre total de soies G. Ces variables chétotaxiques seront notées respectivement : *ISh**, *RSh* et *G*.

Mots-clés. — Biométrie, chétotaxie, Collemboles, Symphypléones.

Abstract — *The biometry of discontinuous characters from appendicular chaetotaxy of Collembola Symphypleona. II. Search for some chaetotaxic variables characteristic of the fourth antennal segment.* In my previous paper (NAYROLLES, 1993), which was an introduction to the numerical analysis of appendicular chaetotaxy in Collembola Symphypleona, it was put forward that a field of taxonomic investigation lies in chaetotaxy. A setal set can be divided until items impossible to share again, these items are called chaetotaxic units. In most cases, every seta matches with one chaetotaxic unit which corresponds to one binary variable (presence vs absence). However, on the fourth antennal segment of Symphypleona, certain setae display relationship, making a whole, so that it is irrelevant to consider them individually. Moreover, to consider setae separately would prevent us to get information from data. This information fits with chaetotaxic characters which, on the one hand make specimens of each species more similar to each other, and on the other hand discriminate species. The purpose is to find chaetotaxic variables fitting with these criterions. From observations on several species of Bourletiellidae and Sminthuridae, we show that three variables are relevant ; they are : a) half of the number of the setae on Heae and Hppe in M and B sections, divided by the number of whorls of M increased of one unit ; b) four times the total of setae on Heae and Hppe divided by the total of G setae ; c) the total of G setae. These chaetotaxic variables are respectively written : *ISh**, *RSh*, and *G*.

Keywords. — Biometry, chaetotaxy, Collembola, Symphypleona.

P. NAYROLLES, *Laboratoire de Zoologie, Écobiologie des Arthropodes édaphiques, Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne F-31062 Toulouse Cedex.*

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Dans la précédente note (NAYROLLES, 1993), j'avais donné des concepts et des définitions générales sur l'analyse numérique du revêtement appendiculaire des Collemboles Symphypléones. Nous avions vu avec GRANDJEAN (1949) que la variabilité de ce revêtement peut intéresser soit des phanères idionymiques (c'est-à-dire « individualisables », avec une position fixe sur le tégument) soit des ensembles de soies dont aucune n'est idionymique, cette catégorie correspond à des différences numériques à signification collective. Dans cette dernière situation, ou encore lorsque les soies sont nombreuses et présentent entre elles des liaisons d'ordre collectif comme dans le cas de la compensation [1] (NAYROLLES, 1993), il est intéressant de chercher des grandeurs caractéristiques pour chaque espèce. C'est ce type de recherche qui sera exposé ici.

J'avais annoncé qu'un de mes objectifs était d'être concret en traitant d'exemples fournis par la chétotaxie appendiculaire des Symphypléones ; aussi dans ce travail j'aborderai une question d'ordre pratique pour le systématicien : le quatrième article antennaire des Collemboles Symphypléones présentant un nombre important de soies (généralement plus de 80) organisées dans une structure hautement répétitive (les verticilles), il apparaît d'emblée évident que toutes ces soies ne peuvent servir une à une de critère taxonomique. Il est nécessaire de chercher des variables qui regroupent les informations contenues dans ce revêtement. Notre but est donc de trouver le minimum de variables qui donnent ensemble le maximum de renseignements.

L'originalité de ce travail réside dans le fait que les données de base ne sont pas des mesures mais des soies présentes. Ainsi, la méthode adoptée est susceptible de concerner, non seulement les spécialistes des Symphypléones, mais aussi d'autres zoologistes utilisant peu ou prou la chétotaxie. Cependant, les concepts et surtout les définitions des différents composants du revêtement du quatrième article antennaire conduisent, j'en ai bien conscience, à une difficulté de lecture — inhérente à ce travail et donc incontournable — pour le lecteur peu au fait avec les Collemboles Symphypléones. Je crois pourtant que l'important est dans la démarche suivie. Celle-ci se résume en deux points : premièrement trouver un petit nombre de variables synthétisant la chétotaxie antennaire, deuxièmement, ces variables doivent discriminer le plus possible les espèces entre elles. Ce dernier point revient à minimiser la variation intraspécifique par rapport à la variation interspécifique. Ce problème est classique en biométrie ; la mesure de deux distances peut être de faible valeur informative pour le systématicien, ce qui peut ne plus être le cas pour le rapport de ces deux mesures.

Dans mon premier article, j'avais montré qu'un ensemble chétotaxique, sur la base de ses propriétés de structure et d'idionymie de ses soies constitutives (propriétés rassemblées sous le terme de contexture), peut être « décomposé » jusqu'à une limite. Les éléments obtenus suite à l'épuisement par partition de la contexture de l'ensemble chétotaxique initial avaient été appelés des « entités chétotaxiques »[2]. Ce raisonnement est donc réductionniste. A l'opposé,

1. La compensation a pour effet de resserrer le spectre des fréquences du nombre de soies d'un ensemble chétotaxique.

2. Je rappelle qu'une entité chétotaxique réduite à une seule soie (soie, bien évidemment, idionymique) est qualifiée de singulière ; une entité chétotaxique correspondant à plusieurs soies (donc des soies non idionymiques) est qualifiée de plurielle.

Source : MNHN, Paris

dans le présent article la démarche suivie est synthétique, puisqu'elle cherche à trouver les caractéristiques générales d'un ensemble de soies, chaque soie n'ayant pas *per se* d'intérêt pour le systématicien.

Il serait beaucoup trop long de mentionner toutes les définitions données dans la première partie (NAYROLLES, 1993), seule sera très brièvement rappelée l'organisation du revêtement du quatrième article antennaire. Les soies sont alignées le long de 8 génératrices. Entre deux génératrices peut exister une intergénératrice. Ge, Gae, Ga, Gai, Gi, Gpi, Gp et Gpe désignent les génératrices situées respectivement en position externe, antéro-externe, antérieure, antéro-interne, interne, postéro-interne, postérieure et postéro-externe. L'intergénératrice située entre les génératrices Ge et Gae est désignée par Heae, celle entre Gae et Ga par Haea, etc. L'expression « soies G » désigne l'ensemble des soies des génératrices ; l'expression « soies H » désigne l'ensemble des soies des intergénératrices. Outre cette structure longitudinale, on peut distinguer une organisation transversale qui découpe le quatrième article antennaire en trois tronçons : A (apical), M (médian) et B (basal). Chaque tronçon peut à son tour être découpé en zones (pour le tronçon B), ou en verticilles (pour les tronçons A et M). Les zones du tronçon B sont écrites BA, BM et BB (ou encore BAM si BA n'est pas individualisée de BM, BMB si BM n'est pas individualisée de BB). Pour une connaissance plus détaillée de la chétotaxie antennaire je renvoie à l'étude qui en a été donnée (NAYROLLES, 1991).

Le matériel qui a été examiné est constitué d'espèces (récoltées dans le sud-ouest de la France et le nord-est de l'Espagne) appartenant aux familles des Bourletiellidae et des Sminthuridae. Seule la chétotaxie de *Sminthurus viridis* sera étudiée dans le détail et constituera un sujet de réflexion ; aussi, les noms spécifiques ne seront pas précisés (d'autant que plusieurs espèces sont encore inédites). En ce qui concerne les définitions des deux familles ci-dessus mentionnées et des genres qui seront cités, je renvoie le lecteur au travail de BETSCH (1980). J'ai effectué entre une vingtaine et une cinquantaine d'observations par espèce (les antennes étant des organes pairs, cela correspond à l'observation de 10 à 25 individus), sauf dans le cas de *S. viridis* où 100 antennes ont été observées.

I. POSITION DU PROBLÈME AU SEIN D'UNE ESPÈCE : LE CAS DE *SMINTHURUS VIRIDIS*

Le quatrième article antennaire de *Sminthurus viridis* (Linné, 1758) se présente sous deux formes : l'une avec 14 verticilles sur M, l'autre avec 15 (les individus sont symétriques pour ce caractère). Le nombre moyen de soies sur Heae n'est pas le même pour les deux types d'antennes ; on peut faire la même remarque pour Hppe (tabl. 1).

Les grandeurs susceptibles d'être retenues comme caractéristiques de l'espèce sont entre autres : le nombre de verticilles (moyenne 14,5 ; étendue de la variable : 14-15), le nombre de soies sur Heae, sur Hppe, le nombre de soies H...

On constate donc que les entités chétotaxiques ne sont pas prises en compte en tant que telles : l'occurrence d'une soie H sur un verticille n'amène guère d'information. En revanche, à cause en partie du gradient d'occurrence des soies H le long de l'article, le nombre de soies d'une intergénératrice apparaît beaucoup plus intéressant.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU I. — Nombre de soies sur Heae et sur Hppe en fonction du nombre de verticilles sur le tronçon M de *S. viridis*. Première colonne : nombre moyen de soies de Heae sur M (50 observations); deuxième colonne : nombre moyen de soies de Hppe sur M (50 observations); troisième colonne : nombre moyen de soies H sur M.

	Heae	Hppe	Totaux
M avec 14 verticilles	8,92	10,58	19,50
M avec 15 verticilles	9,62	11,04	20,66

Il semble important de chercher des grandeurs identiques entre les individus à I4 verticilles sur M et ceux qui en ont I5. Par exemple : l'augmentation du nombre moyen de soies sur Heae (ou sur Hppe) avec celle du nombre de subsegments indique une corrélation entre ces deux grandeurs et suggère que le rapport du nombre de soies sur Heae (ou sur Hppe) au nombre de subsegments puisse être une caractéristique de l'espèce.

II. LES VARIABLES FORMÉES PAR COMBINAISONS LINÉAIRES D'ENTITÉS CHÉTOTAXIQUES

1. Généralités

A partir d'entités chétotaxiques on peut former par combinaisons des variables nouvelles. L'expression « variable chétotaxique » recouvrira les entités chétotaxiques proprement dites et leurs combinaisons. Par convention, ces dernières seront écrites en italique.

Les variables chétotaxiques peuvent être considérées comme des vecteurs de dimension n, n étant le nombre d'observations. Sur ces variables seront appliquées diverses fonctions de description. Deux fonctions de description seront particulièrement utilisées. Il s'agit de la moyenne (notée m) et de la fonction intervalle de premier type (NAYROLLES, 1993) de niveau 80 % (notée n80 %). Cette dernière donne le plus petit intervalle des valeurs prises par une variable qui, après sélection et élimination des classes marginales le plus symétriquement possible, comprend au moins 80 % des observations.

La chétotaxie antennaire présente très peu de néochaetose secondaire. Il convient de décider d'un stade de développement pour comparer les taxons. J'ai choisi de calculer les variables sur des animaux adultes. En pratique, on pourra cependant mener les observations sur tous les stades. En effet, pour les deux familles étudiées, seule une toute petite partie du quatrième article antennaire voit apparaître des soies au cours du développement. Il s'agit du tronçon A, avec une seule soie secondaire (AIai) et de la zone BB avec au plus deux soies secondaires. Il suffira donc de rajouter les soies secondaires aux observations menées sur les jeunes.

Le nombre de soies sur BB présente un dimorphisme sexuel chez certains genres de Bourletiellidae (*Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus*). Les soies de BB ne sont pas idionymiques, et donc, contrairement au cas de la néochaetose secondaire, la différence entre sexes ne correspond pas à un nombre constant. Chaque sexe a sa propre distribution de

Source : MNHN, Paris

fréquences ; ainsi on ne peut déduire *BB* chez le mâle de sa connaissance chez la femelle ni l'inverse. Il sera donc nécessaire de considérer séparément les deux sexes en cas de dimorphisme sexuel.

2. Définition de quelques variables

Les variables suivantes sont définies pour le quatrième article antennaire sur le stade adulte :

- *A* sera la variable « nombre de soies G sur A » ;
- *BA* sera la variable « nombre de soies G sur BA » ;
- *BB* sera la variable « nombre de soies G sur BB » ;
- *BM* sera la variable « nombre de soies G sur BM » ;
- *B* sera la variable « nombre de soies G sur B » ;
- *BAM* sera la variable « nombre de soies G sur BAM » ;
- *BMB* sera la variable « nombre de soies G sur BMB » ;
- *G* sera la variable « nombre total de soies G » ;
- *H* sera la variable « nombre de soies H » ;
- *Heae* sera la variable « nombre de soies sur Heae » (on compte celles de A) ; même type de notation pour les autres intergénératrices ;
- *h* sera la variable « moyenne des nombres de soies sur *Heae* et sur *Hppe* ». $h = 1/2(Heae + Hppe)$;
- *Heae** sera la variable « nombre de soies de Heae portées par M et par B » (on ne comptabilise pas celles portées par A). Nous appliquerons le même type de notation pour les autres intergénératrices ;
- *h** sera la variable « moyenne des nombres de soies sur Heae et sur Hppe portées par M et par B ». $h^* = 1/2(Heae^* + Hppe^*)$;
- *V* sera la variable « nombre de verticilles sur M ».

L'ajout des soies secondaires ne concerne que *A*, *BB*, *B* et *G*. La variable *V* est quelque peu particulière : il apparaît illogique de vouloir la calculer à partir des entités chétotaxiques correspondant aux soies G de M (bien que cela soit possible). C'est plutôt l'inverse : le nombre de ces soies découle directement de la connaissance de *V*. En fait, *V* n'a pas besoin d'être calculée. C'est une caractéristique « première » du revêtement. Le tableau 11 montre comment peuvent se présenter les calculs.

3. La variable *G*

Revenons au cas de *S. viridis* ; chez cette espèce, la variable *V*, non seulement n'est pas constante, mais encore varie de façon très brusque : si nous observons un individu pris au hasard, il a soit 14 verticilles sur M, soit 15. Une grandeur montrant des variations plus progressives serait préférable. De plus, j'ai montré (Nayrolles, 1991 : 14) que le nombre moyen de soies sur BM est légèrement inférieur chez les individus qui ont 15 verticilles sur M,

Source : MNHN, Paris

TABLEAU II. — Exemple du calcul de quelques variables.

Espèce : *Sminthurus viridis* Soies secondaires : 3 soies (Alai, BBae, BBp). Variables constantes sur l'adulte : *A* (24), *BB* (4).														
N° de l'observation	Nombres de soies sur les génératrices de BM								*BM*	*BA*	*B*	*V*	Nombres de soies G absentes sur M	*G*
	Ge	Gae	Ga	Gai	Gi	Gpi	Gp	Gpe						
1	2	2	2	1	1	1	2	2	13	6	23	14	0	159
2	2	2	2	1	1	1	1	2	12	8	24	14	0	160
3	2	2	1	1	1	2	2	2	13	7	24	15	0	168
4	2	2	2	1	1	1	2	1	12	7	23	15	0	167
5	2	3	1	1	1	1	3	3	15	8	27	14	1	162
6	2	2	2	0	2	1	2	2	13	8	25	14	0	161

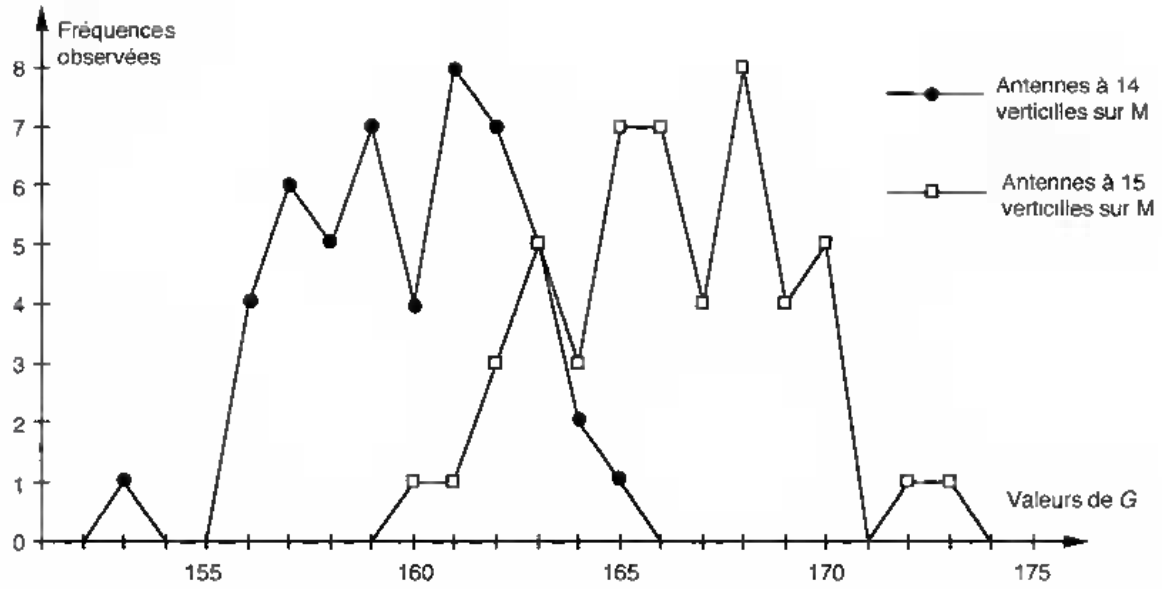

FIG. 1. — Spectres des fréquences observées du nombre total de soies G (variable *G*) chez *S. viridis*, pour des antennes à 14 ou bien à 15 verticilles sur M.

par rapport à ceux qui en ont 14 (différence statistiquement significative). La variable *G* intègre bien tous ces aspects. En outre, si on considère *G*, d'une part sur des individus à 14 verticilles et d'autre part sur des individus en ayant 15, on constate qu'il existe une nette zone de chevauchement (fig.1). Ainsi m(*G*) et n80 %(*G*) donnent de bonnes indications sur l'intensité du recouvrement en soies.

Nous avons vu que, chez *S. viridis*, m(*Heae**) et m(*Hppe**) sont plus élevées pour l'ensemble des animaux à 15 verticilles sur M que pour l'ensemble de ceux qui en ont 14. On

Source : MNHN, Paris

peut donc penser que l'augmentation de *G* consécutive à celle de *V* entraîne une croissance de *Heae** et de *Hppe**. Si la cause de l'augmentation de *Heae** et de *Hppe** réside bien dans la croissance de *G*, alors nous devrions constater au sein des ensembles constitués par les deux types d'individus, une augmentation de *Heae** et de *Hppe** lorsqu'on considère des valeurs croissantes de *G*. Or les résultats des tableaux III et IV montrent que ce n'est pas le cas.

TABLEAU III. — Valeurs de *Heae** et de *Hppe** en fonction de la valeur de *G* pour des individus de *S. viridis* à 14 verticilles sur M.

Valeurs de *G*	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165
Effectifs observés	1	0	0	4	6	5	7	4	8	7	5	2	1
Moyennes de *Heae**	9	—	—	9	9,17	8,8	9	9,75	8,5	8,57	9	9	9
Moyennes de *Hppe**	10	—	—	10,3	10,5	10,8	10,7	10,3	10,4	11	10,8	9,5	12

TABLEAU IV. — Valeurs de *Heae** et de *Hppe** en fonction de la valeur de *G* pour des individus de *S. viridis* à 15 verticilles sur M.

Valeurs de *G*	160	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172	173
Effectifs observés	1	1	3	5	3	7	7	4	8	4	5	0	1	1
Moyennes de *Heae**	9	11	9,67	9,4	10	9,14	9,71	9,5	9,75	9,75	9,8	—	10	10
Moyennes de *Hppe**	12	10	10,7	11,2	11	10,7	11,3	11,5	10,5	11,5	11,4	—	11	11

Si les variables *Heae** et *Hppe** sont liées à *G*, ce n'est pas d'une façon directe, mais à travers *V* (*V* et *G* étant bien sûr liées). *V* étant maintenue constante (on considère ou bien les individus à 14 verticilles ou bien ceux à 15), la variation de *G* résulte directement de celle de *B*, ou plus précisément de celle de *BM*. Or le tronçon B ne porte pas de soie H ; une différence de pilosité dans cette partie n'a donc pas de conséquence sur le nombre de soies H. Ainsi s'explique que la variation de *G*, pour *V* maintenue constante, ne soit pas concomitante d'une variation du nombre de soies H. En outre, il semble (NAYROLLES, 1991) que l'augmentation de *V* d'une unité se réalise dans la région moyenne du gradient d'occurrence de Heae et de Hppe.

Chez *S. viridis*, une augmentation de *G* se produisant dans une région de l'article qui porte des soies H se traduirait donc par l'apparition d'un verticille supplémentaire et entraînerait la croissance de *Heae** et de *Hppe**, alors qu'une augmentation de *G* intervenant dans le tronçon B, dépourvu de soies H, n'aurait aucune influence sur *Heae** et sur *Hppe**. Cependant, la variation de *G* ne peut être conçue comme intéressant exclusivement la région de l'article antennaire qui croît d'un verticille. En fait, tout le segment est concerné par la variation de *V*, car les individus ayant 15 verticilles sur M n'ont, en moyenne, que 6,5 soies en plus (au lieu de 8) par rapport aux animaux à 14 verticilles ; en effet ceux-là ont en moyenne 1,5 soie en moins sur B par rapport à ceux-ci.

Source : MNHN, Paris

4. La variable h^*

A cause de la compensation entre intergénératrices chez *S. viridis* (NAYROLLES, 1993), il est légitime de se demander s'il n'est pas pertinent de réunir *Heae** et *Hppe** en en faisant la somme ou la moyenne [$h^* = 1/2(Heae^* + Hppe^*)$]. Dans les comparaisons entre espèces, la formation de cette moyenne ne doit pas « gommer » une information qui existait dans les variables originelles. Cela ne semble pas être le cas ; car d'une manière générale *Heae** et *Hppe** croissent ou décroissent ensemble (fig. 2). On remarquera aussi que sur la figure 2 la plupart des points sont rassemblés en un amas ; la variable h^* n'offre donc pas une bonne discrimination des espèces. Ainsi, pour la plupart des espèces de Sminthurinae étudiées, m(h^*) est compris entre 11 et 12. Pourtant la variable V montre de fortes variations ; ainsi chez *Spatulosminthurus lesnei* m(h^*) = 11,2 et V présente généralement la valeur 20, chez *Allacma fusca* m(h^*) = 11,9 et V a pour valeur 12. Par rapport aux résultats que nous avons observés au sein de l'espèce *S. viridis*, ceux-là peuvent paraître paradoxaux (on pourrait s'attendre à ce que, entre les espèces, m(h^*) et m(V) varient ensemble dans le même sens). En fait, nous verrons que les différences entre espèces de Sminthurinae portent essentiellement sur la longueur de la partie basale de M correspondant à des verticilles dépourvus de soies H ; les différences intraspécifiques (observées chez *S.viridis*) et interspécifiques ne sont pas de même nature.

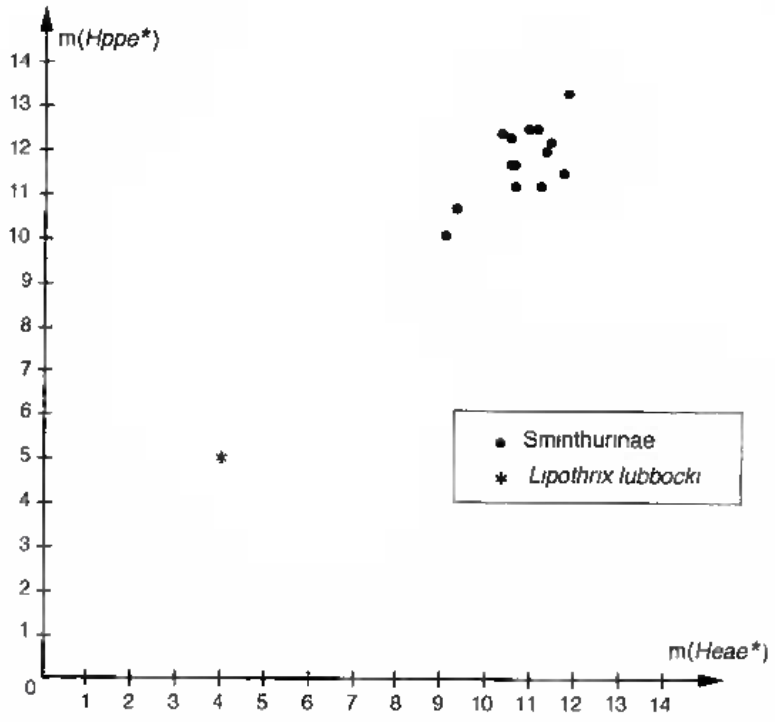

FIG. 2. — Valeurs de m(*Heae**) et de m(*Hppe**) observées sur 15 espèces de Sminthuridae.

Source : MNHN, Paris

III. LES VARIABLES DE SATURATION

1. Définition générale

Jusqu'à maintenant les variables sont issues de combinaisons linéaires ; d'autres correspondant à la division ou à la multiplication de variables seront utilisées. Soit deux variables A et B formées respectivement des n observations a_i et b_i : $A = (a_1,...,a_i,...,a_n)$ et $B = (b_1,...,b_i,...,b_n)$. La multiplication de A par B est : $A \times B = (a_1\ b_1,...,a_i\ b_i,...,a_n\ b_n)$. Si, et seulement si, tous les b_i sont non nuls, la division de A par B est : $A/B = (a_1/b_1,...,a_i/b_i,...,a_n/b_n)$.

Chez *S. viridis*, h^* et V sont liées. D'où l'idée de former le quotient de ces deux grandeurs afin d'avoir une variable caractéristique de l'espèce, identique dans les deux types d'individus (ceux avec 14 verticilles sur M et ceux avec 15). Remarquons que h^* est la somme des soies de Heae et de Hppe non seulement sur M mais aussi sur B. Or V est définie comme étant le nombre des verticilles sur M seul. Nous considérerons que B compte pour une unité.

Appelons v_i les éléments (de 1 à n) de la variable V. Soit W la variable dont les éléments w_i sont égaux à $v_i + 1$. Par définition, la variable « indice de saturation pour h^* » sera $ISh^* = h^*/W$. Nous pouvons aussi définir les indices de saturation pour $Heae^*$ et pour $Hppe^*$: $ISHeae^* = Heae^*/W$ et $ISHppe^* = Hppe^*/W$. On peut très facilement montrer que : $ISh^* = 1/2\ (ISHeae^* + ISHppe^*)$.

Il existe un inconvénient majeur inhérent à l'utilisation des indices de saturation : la limite entre les tronçons M et B est parfois difficile à déterminer, il y entre une certaine part de subjectivité. Or ces indices de saturation sont directement liés au nombre de verticilles, et par là même au choix de l'endroit où on situe la limite entre M et B. D'où l'idée de construire une variable plus objective. Celle-là fera intervenir G.

Par définition, la variable « rapport de saturation pour h » sera $RSh = 8\ h/G$, ou encore $RSh = 4\ (Heae + Hppe)/G$. Nous pouvons aussi définir les rapports de saturation pour Heae et pour Hppe : $RSHeae = 8\ Heae/G$ et $RSHppe = 8\ Hppe/G$. La multiplication par 8 s'explique en considérant que la variable G placée en dénominateur regroupe les soies de 8 génératrices alors que le numérateur ne correspond qu'aux soies d'une intergénératrice. Les rapports de saturation sont définis sur la totalité de l'étendue des intergénératrices (ils prennent en compte le tronçon A). On montre facilement que : $RSh = 1/2\ (RSHeae + RSHppe)$.

2. Étude et utilisation comparée des variables de saturation

Dans un premier temps, vérifions si nous avons bien atteint notre objectif, à savoir : rapprocher, pour une variable intéressant les soies H, les deux types d'exemplaires de *S. viridis* (ceux à 14 verticilles et ceux à 15). Pour les individus à 14 verticilles sur M, $m(h^*) = 9{,}75$ et pour les individus à 15 verticilles sur M, $m(h^*) = 10{,}33$, soit une moyenne entre les deux de 10,04 et un écart de 0,58. Cette différence, statistiquement très significative, ramenée à la moyenne correspond à un écart de 5,8 %. Effectuons la même opération sur ISh^* : pour les

Source : MNHN, Paris

individus à 14 verticilles sur M, m(*ISh**) = 0,6500. Pour les individus à 15 verticilles sur M, m(*ISh**) = 0,6456. Cette différence, statistiquement non significative, ramenée à la moyenne correspond à un écart de 0,7 %. Cet écart est négligeable. On peut considérer que m(*ISh**) a la même valeur dans les deux groupes d'individus. C'est donc une caractéristique de l'espèce *S. viridis*.

Pour les espèces de Sminthuridae étudiées, nous avons vu qu'en portant m(*Heae**) en abscisse et m(*Hppe**) en ordonnée, la plupart des points sont rassemblés (fig. 2). Ce n'est plus le cas en utilisant m(*ISHeae**) et m(*ISHppe**) (fig. 3). m(*ISh**) réalise ainsi une meilleure discrimination des espèces que m(*h**).

Sur la figure 3 nous constatons que l'ensemble des points dessine un arc de faible courbure, et quand *ISHeae** croît, *ISHppe** croît. A cause du phénomène de compensation entre Heae et Hppe, il est licite de se satisfaire de *ISh** (qui est la moyenne des deux variables *ISHeae** et *ISHppe**).

Si, sur la figure 3, les points correspondant aux espèces de Bourletiellidae étudiées étaient ajoutés (ils n'ont pas été figurés par souci de clarté), nous nous apercevrions qu'ils recouvriraient en grande partie l'aire occupée par ceux des Sminthuridae, et donc que *ISh** réalise une mauvaise discrimination des deux familles. Nous allons voir que *RSh* réalise une bien meilleure discrimination entre ces deux familles.

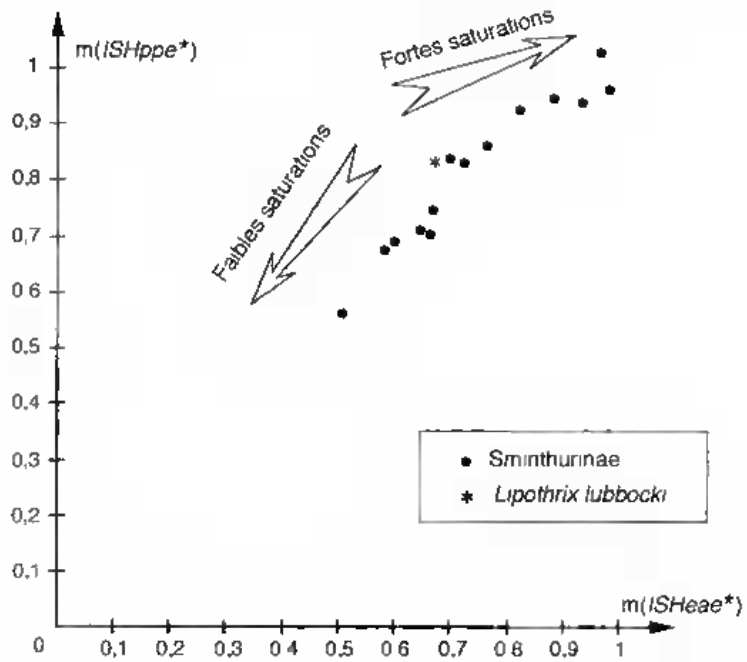

FIG. 3. — Valeurs de m(*ISHeae**) et de m(*ISHppe**) observées sur 15 espèces de Sminthuridae.

Comme *ISh**, *RSh* rapproche les deux types d'individus de *S. viridis* ; l'écart (1,2 %) est négligeable (différence statistiquement non significative au seuil de 5 %). La figure 4 donne les valeurs de m(*RSHeae*) en abscisse et de m(*RSHppe*) en ordonnée, pour diverses espèces de

Source : MNHN, Paris

Sminthuridae et de Bourletiellidae. Cette figure montre clairement que pour les faibles valeurs c'est essentiellement *RSHppe* qui est impliquée dans la variation de la saturation mesurée par *RSh*. La discrimination des deux familles est bonne.

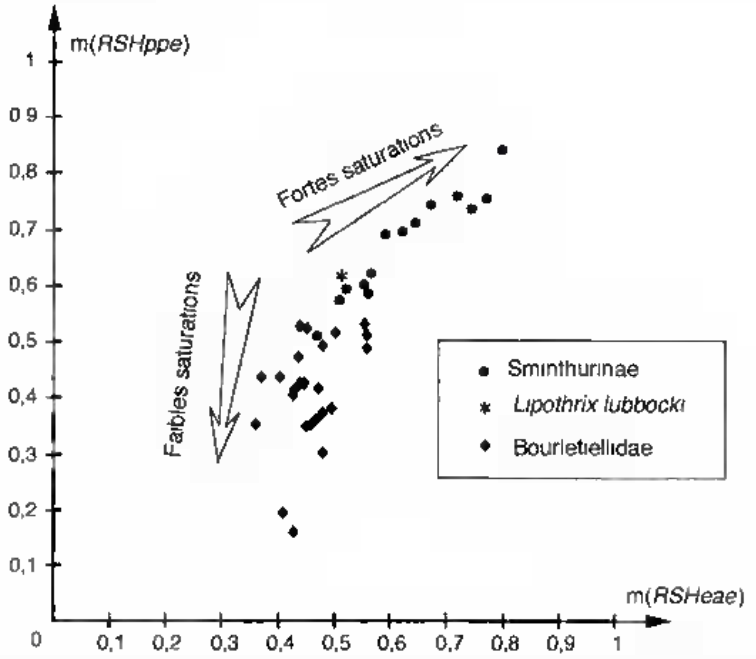

FIG. 4. — Valeurs de m(*RSHeae*) et de m(*RSHppe*) observées sur 15 espèces de Sminthuridae et sur 30 espèces de Bourletiellidae. Les espèces de Bourletiellidae des genres *Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus* présentent un dimorphisme sexuel touchant le nombre de soies présentes sur le tronçon B, aussi les mâles et les femelles de ces espèces n'ont pas les mêmes valeurs pour *RSHeae* et pour *RSHppe*. Sur le graphique ne sont figurées que les femelles.

Les deux variables *ISh** et *RSh* présentent dans leur utilisation des avantages et des inconvénients. Un des atouts de l'emploi de *RSh* par rapport à *ISh** est l'indépendance de *RSh* par rapport à la limite qu'on fixe entre M et B. *RSh* est donc une mesure plus objective que *ISh**. Un inconvénient de l'utilisation de *RSh* par rapport à *ISh** est la sensibilité de *RSh* au dimorphisme sexuel portant sur le nombre de soies G du tronçon B (cas de *Deuterosminthurus* et d'*Heterosminthurus*).

Pour chaque espèce de Sminthuridae et de Bourletiellidae étudiée, la figure 5 donne m(*ISh**) en abscisse et m(*RSh*) en ordonnée, en outre le diamètre de chaque point croît avec m(*G*).

Dans chaque famille, les points forment un nuage étiré selon une droite. Remarquons que les projections des points sur l'axe des abscisses et sur l'axe des ordonnées montrent la bien meilleure discrimination des deux familles que réalise m(*RSh*) par rapport à m(*ISh**).

Chez les Bourletiellidae étudiés, le tronçon M porte 5 verticilles : m(*W*) est constante et égale à 6. La variation sur m(*G*) est alors due à celle de m(*B*). Si, comme nous l'avons vu pour *S. viridis*, le nombre de soies sur B n'avait que peu ou pas d'influence sur *h**, alors entre espèces

Source : MNHN, Paris

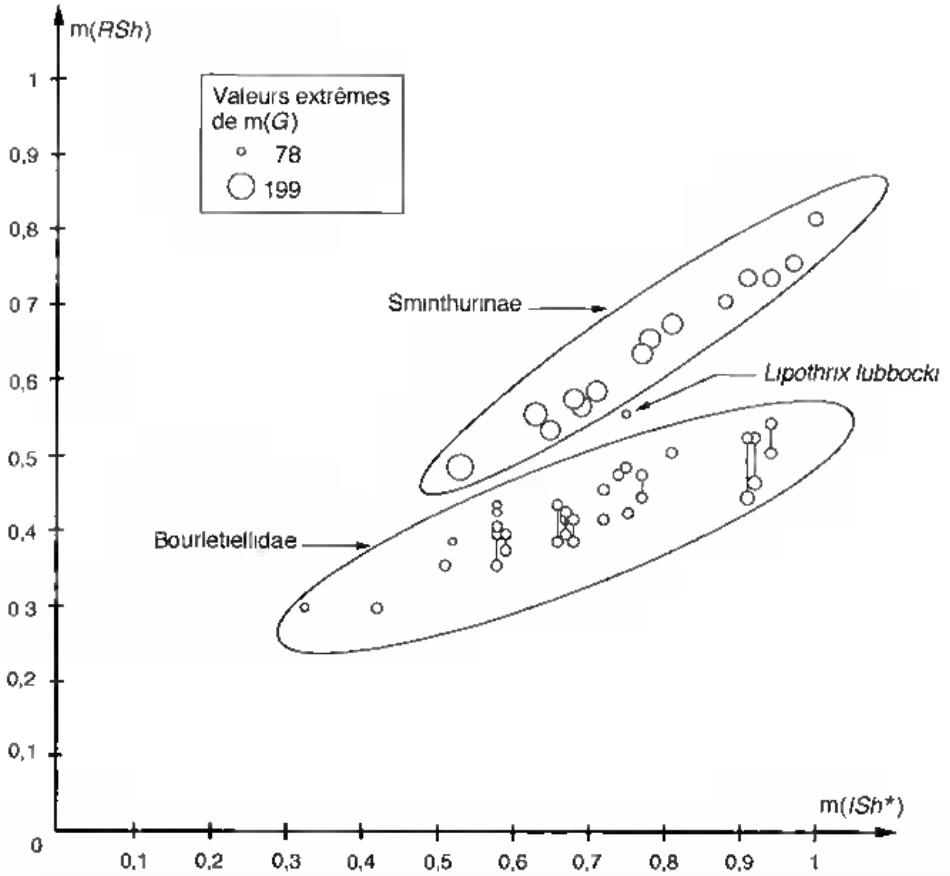

FIG. 5. — Représentation de m(*ISh**), de m(*RSh*) et de m(*G*) observées sur 15 espèces de Sminthuridae et sur 30 espèces de Bourletiellidae. Le diamètre des points est proportionnel à m(*G*). Les points représentant les deux sexes des espèces de *Deuterosminthurus* et *d'Heterosminthurus* sont figurés ; un trait vertical relie la femelle et le mâle de chaque espèce (les femelles ont des valeurs de m(*RSh*) plus élevées que les mâles). Pour les Bourletiellidae, plusieurs points sont confondus.

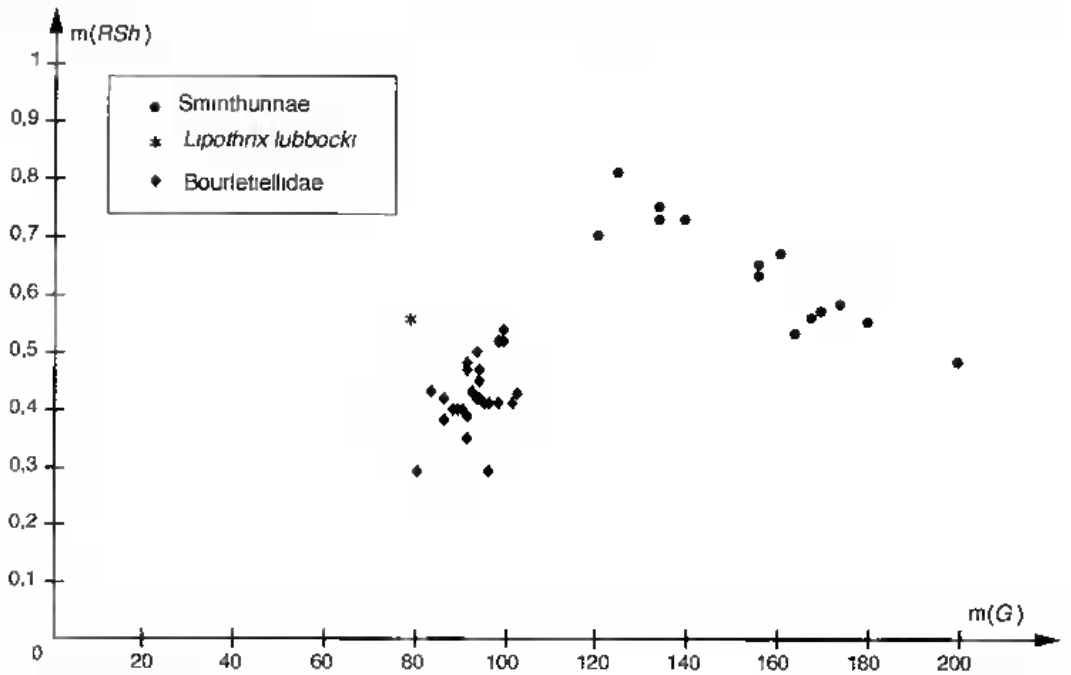

FIG. 6. — Valeurs de m(*RSh*) et de m(*G*) observées sur 15 espèces de Sminthuridae et sur 30 espèces de Bourletiellidae. Les espèces de Bourletiellidae des genres *Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus* présentent un dimorphisme sexuel touchant le nombre de soies présentes sur le tronçon B, aussi les mâles et les femelles de ces espèces n'ont pas les mêmes valeurs pour *G* et *RSh*. Sur le graphique ne sont figurées que les femelles.

Source : MNHN, Paris

de Bourletiellidae on devrait avoir une diminution de m(*RSh*) lorsque m(*G*) augmente. Or, mis à part le problème du dimorphisme sexuel des mâles, la figure 6 montre que ce n'est pas le cas. La figure 7 met en évidence la croissance de m(*h**) avec l'augmentation de m(*G*), la droite de régression qu'on peut tracer à un coefficient de corrélation significatif au seuil de 1 % (r = 0,67 ; 30 espèces étudiées).

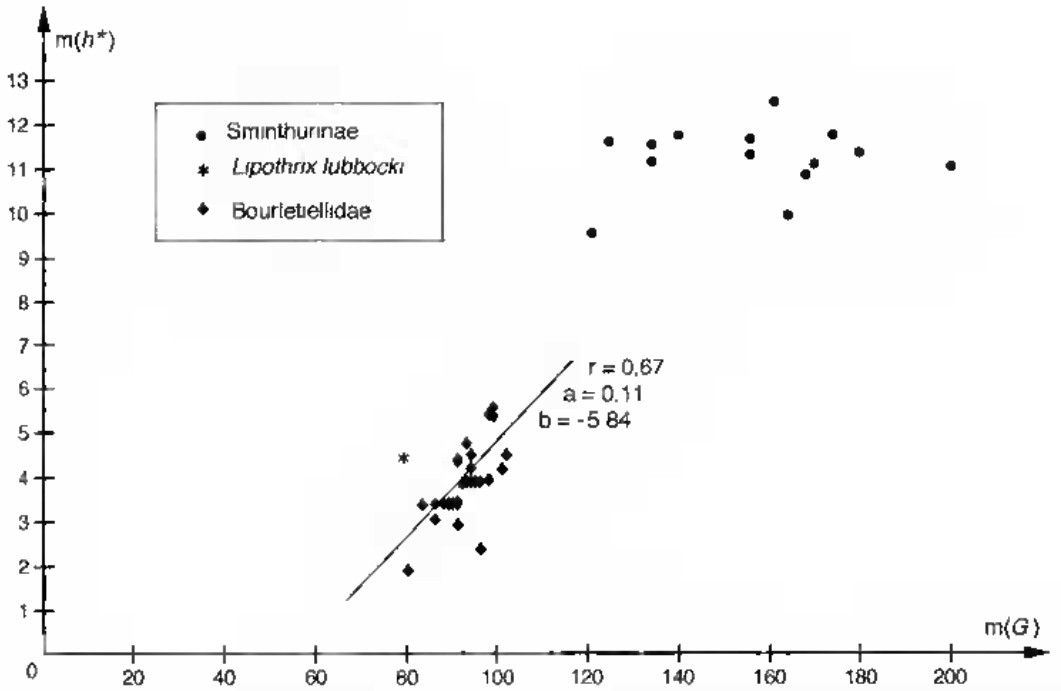

FIG. 7. — Valeurs de m(*h**) et de m(*G*) observées sur 15 espèces de Sminthuridae et sur 30 espèces de Bourletiellidae. Les espèces de Bourletiellidae des genres *Deuterosminthurus* et *Heterosminthurus* présentent un dimorphisme sexuel touchant le nombre de soies présentes sur le tronçon B, aussi les mâles et les femelles de ces espèces n'ont pas les mêmes valeurs pour *G*. Sur le graphique ne sont figurées que les femelles. On remarque pour les Bourletiellidae que les valeurs de m(*h**) sont d'autant plus élevées que celles de m(*G*) le sont. Pour cette famille, on peut tracer une droite de régression (r = coefficient de corrélation, a = coefficient directeur de la droite, b = ordonnée à l'origine).

En revanche, chez les Sminthurinae, m(*h**) varie peu entre espèces (fig. 7), ce qui n'est pas le cas de m(*W*). Aussi les plus faibles valeurs de m(*ISh**) ou de m(*RSh*) s'observent-elles pour les plus fortes valeurs de m(*G*) (fig. 5 et 6). Chez les Sminthurinae, il semble bien que seule varie de façon sensible la longueur de la région basale de M dépourvue de soies H.

Dans le cadre des observations réalisées, la figure 8 montre sur quoi portent les différences au sein des Sminthurinae et au sein des Bourletiellidae. Chez les Sminthurinae étudiés, le nombre moyen de soies H reste à peu près constant. Les différences portent surtout sur la longueur de la portion du tronçon M dépourvue de soies H. Chez les Bourletiellidae étudiés, l'importance du revêtement H, d'une façon globale, varie entre espèces dans le même sens que l'intensité de la chétotaxie du tronçon B. En revanche, la longueur du tronçon M reste constante.

Source : MNHN, Paris

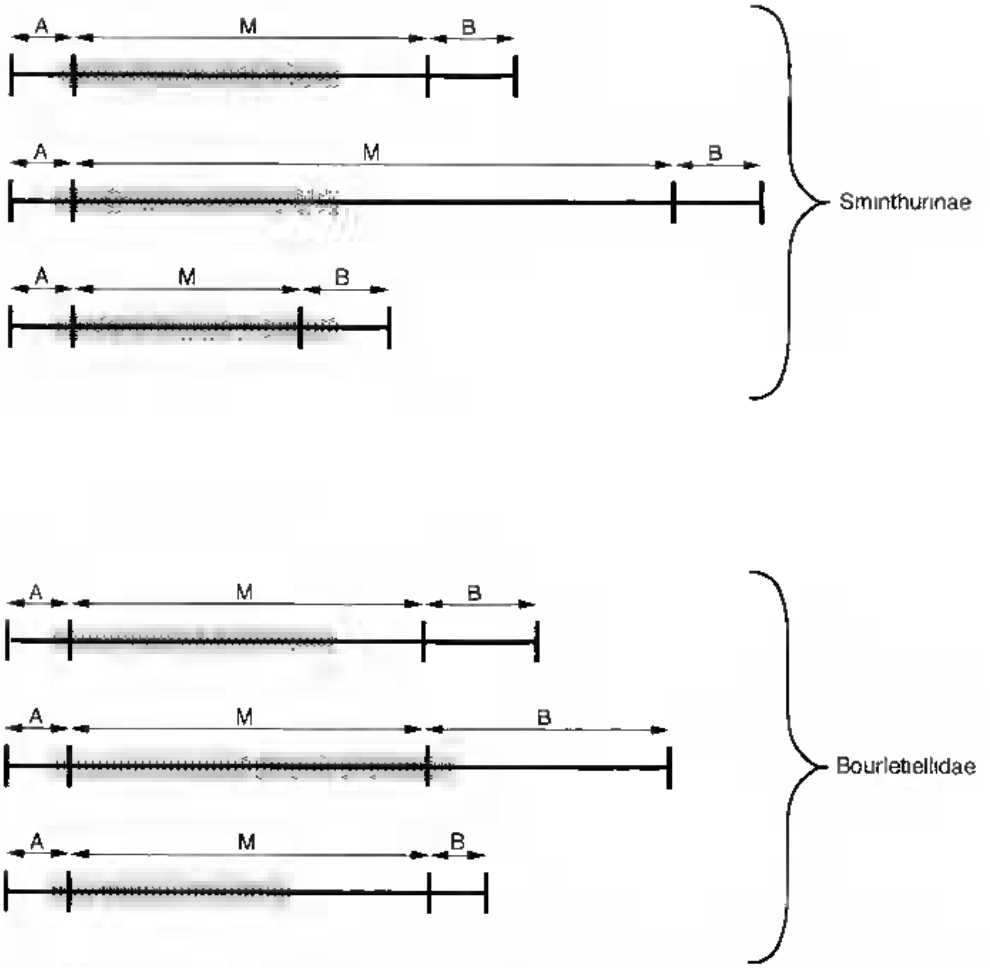

FIG. 8. — Schémas illustrant les différences entre espèces observées, au sein des Sminthurinae d'une part et au sein des Bourletiellidae d'autre part. Le quatrième article antennaire comporte trois tronçons : A, M et B. La partie en pointillé représente le recouvrement en soies H.

IV. PARAMÈTRES STATISTIQUES DE QUELQUES VARIABLES CHÉTOTAXIQUES ÉTUDIÉES

Pour les 14 espèces de Sminthurinae, j'ai calculé plusieurs paramètres statistiques sur une série de variables chétotaxiques. Ces paramètres sont : le nombre de valeurs prises par la variable, la valeur maximale, la valeur minimale, la moyenne, l'écart-type, le coefficient de variation (c'est le rapport de l'écart-type à la moyenne), le coefficient d'asymétrie γ_1 de FISHER et le coefficient d'aplatissement β_2 de PEARSON.

Le nombre de valeurs est assez réduit (le plus souvent compris entre 3 et 6) pour les variables *Heae**, *Hppe**, *h**, *ISHeae**, *ISHppe** et *ISh**, le nombre de valeurs concernant les

Source : MNHN, Paris

soies G (variables *BM, B* et *G*) est plus élevé surtout pour *G* (entre 7 et 18), enfin le nombre de valeurs le plus important concerne *RSHeae*, *RSHppe* et *RSh* (généralement une vingtaine de valeurs). On pourra ainsi assimiler ces trois dernières variables à des grandeurs continues.

La loi de distribution de *RSh* peut être tenue pour symétrique (avec un coefficient d'asymétrie ne dépassant pas 0,60). En revanche, le coefficient d'aplatissement s'éloigne parfois de la valeur 3 correspondant à la distribution gaussienne. Nous avons testé la normalité des lois de distribution de la variable *RSh* obtenues pour les 14 espèces de Sminthurinae étudiées à l'aide du test du χ^2. Dans 13 cas sur 14, pour un seuil de 5 %, on ne peut rejeter l'hypothèse de normalité ; néanmoins, dans plusieurs cas la valeur calculée du χ^2 est proche de la valeur limite. La normalité des données n'ayant pas toujours été établie, il conviendra de rester prudent dans l'emploi de tests paramétriques lors de la comparaison entre taxons des valeurs de leur variable *RSh*.

Concernant *G*, les histogrammes de fréquences s'éloignent souvent de la loi normale, aussi on évitera d'utiliser des tests paramétriques pour cette variable.

Le coefficient de variation est assez élevé pour *BM* (de 11 % à 34 %) et *B* (de 6 % à 17 %) ; il est nettement plus faible pour *G, h**, *ISh** et *RSh* (il ne dépasse pas 7 %).

CONCLUSION

L'objectif fixé était de trouver le minimum de variables qui ensemble synthétisent le maximum d'informations sur la chétotaxie du quatrième segment antennaire des Collemboles Symphypléones. Ces variables devaient satisfaire à deux conditions : rassembler les individus au sein de chaque espèce et différencier au mieux les taxons entre eux. Ces deux critères sont analogues à ceux d'une analyse discriminante : minimiser la variance intragroupe et maximiser la variance intergroupe.

Le premier de ces deux aspects n'a pu être étudié sur toutes les espèces ; une a été choisie : *Sminthurus viridis*. En ce qui concerne les soies de Heae et de Hppe, les phénomènes de gradient d'occurrence, d'interrelation chétotaxique négative entre soies successives d'une même intergénératrice, et plus généralement de compensation, avaient déjà montré (NAYROLLES, 1991, 1993) qu'il faut considérer collectivement ces phanères (ces phénomènes ont été retrouvés sur d'autres espèces que *S. viridis*). En ramenant le nombre de soies sur Heae et Hppe au nombre de verticilles ou au nombre de soies G, la variation intraspécifique chez *S. viridis* est minimisée.

Le deuxième problème, qui est de discriminer les espèces, est bien résolu par les variables *G, ISh** et *RSh*. Dans la sous-famille des Sminthurinae, *ISh** (c'est aussi vrai de *RSh*) réalise une bien meilleure différenciation des taxons que *h** qui est presque identique entre la plupart des espèces étudiées (mais ce n'est peut être plus le cas pour les genres tropicaux à très longues antennes, *Temeritas* et *Richardsitas*). Ainsi, les différences entre espèces portent sur la longueur de la partie basale de l'article dépourvue de soies H.

Ces explications-là caractérisent les Sminthurinae ; il semble en être autrement pour les Bourletiellidae. La prise en considération simultanée de *ISh*, RSh* et *G* réalise une bonne discrimination de ces deux groupes.

Les variables chétotaxiques intéressent les soies H de deux intergénératrices : Heae et Hppe. Sur les Bourletiellidae sont aussi présentes des soies sur Hipi, celles-là ne présentent pas

Source : MNHN, Paris

les mêmes « comportements » collectifs que celles des deux autres intergénératrices ; par conséquent, il faudra étudier un à un ces phanères.

Les différences observées au sein des Sminthurinae d'une part et au sein des Bourletiellidae d'autre part sont remarquables car elles sont susceptibles de traduire deux modalités évolutives distinctes. Cela n'est cependant qu'une hypothèse, car la diversité et le nombre de taxons étudiés sont trop réduits pour que les observations réalisées aient une valeur générale pour les deux familles. Pour les Bourletiellidae il sera très intéressant d'étudier des espèces de la sous-famille des Parabourletiellinae qui montrent une nette augmentation du nombre de verticilles de leur tronçon M, et pour les Sminthuridae il sera utile d'observer d'autres espèces de Sphyrothecinae (seul *Lipothrix lubbocki* a été étudié) et surtout les genres *Temeritas* et *Richardsitas*.

Remerciements

Je tiens à remercier J.-M. Betsch qui a bien voulu lire mon manuscrit et me faire part de ses remarques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Betsch, J.-M., 1980. — Éléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes). *Mém. Mus. natl. Hist. nat., Paris*, sér. A, Zool., **116** : 1-227.

Grandjean, F., 1949. — Au sujet des variations individuelles et des polygones de fréquence. *C. r.* Acad. Sci., Paris, **229** : 801-804.

Nayrolles, P., 1991. — La chétotaxie antennaire des Collemboles Symphypléones. *Trav. Lab. Écobiol. Arthr. édaph., Toulouse*, **6** (3) : 1-94.

— 1993. — La biométrie des caractères discontinus d'après le revêtement appendiculaire des Collemboles Symphypléones 1 : sur quelques concepts nouveaux dans l'analyse numérique de la chétotaxie. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., sect. A, **15** (1-4) : 79-93.

Source : MNHN, Paris